

TARTU ÜLIKOOL
EESTI MEREINSTITUUT JA
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

HEIKI SALM

**SESOONSED JA PIKA-AJALISED MUUTUSED
PÄRNU LAHE ZOOPLANKTONI TAKSONITE
VAHELISTES SEOSTES**

Magistritöö

Juhendaja: PhD Riina Klais

Sisukord

1. Sissejuhatus	2
2. Referatiivne ülevaade zooplanktoni bioloogiast ja elukeskkonnast	3
2.1 Abiootilised mõjud zooplanktoni kooslustele	3
2.3 Kiskluse mõju zooplanktonile	5
2.4 Zooplankterite vaheline konkurents	5
2.6 Pärnu laht	9
2.7 Zooplanktoni pikaajaline dünaamika Pärnu lahes	11
3. Materjal ja meetodid	13
4. Tulemused	16
4.1 Koosluste korrelatsioonimaatriksid	16
4.2 Korrelatsioonide sesoonne ja pikaajaline varieeruvus liigipaaride kaupa	22
Arutelu	24
Kokkuvõte	28
Summary	29
Tänuavaldused	30
Kasutatud kirjandus	31

1. Sissejuhatus

Käesolev magistritöö uurib zooplanktoni koosluste struktuurseid muutusi Pärnu lahes läbi 50 aasta, suvise kasvuhooaja (juuni-august) lõikes. Käesoleva töö fookuses on peamiselt hulkrakne mesozooplankton, esindatud on aerjalgsed, vesikirbud ja keriloomad.

Eesmärk on tuvastada võimalikke komplekseid muutusi Pärnu lahe zooplanktoni koosluste struktuuris pikaajaliste seireandmete abil, võrreldes korrelatsiooni maatrikseid valitud domineerivate taksonite arvukuste vahel. Null-hüpotees (s.t. lihtsaim võimalik ootus) on see, et liikide arvukusi mõjutab ennekõike keskkond, mida kirjeldab hästi temperatuur ja sesoonsus, seega ei tohiks liikide vahelised seosed väga palju pikaajaliselt varieeruda, küll aga sesoonselt. Et seda hüpoteesi kontrollida, viidi läbi analüüs, et vastata konkreetsemalt järgmistele küsimustele:

- i) kas korrelatsioonide muster kõigi uuritud taksonite paaride vahel jääb samaks läbi aja, nii sesoonselt kui pikaajaliselt,
- ii) kas korrelatsioonide muster muutub, kui temperatuuri ja sesoonsuse osa varieeruvusest eemaldada,
- iii) millised taksonid kõige sagedamini omavahel seotud on, nii sesoonselt kui pikaajaliselt.

Käesolev analüüs ei võimalda vastata küsimusele, miks üks või teine liigipaar positiivselt või negatiivselt seotud on, küll aga peaks see analüüs selgitama välja need liigid, kelle dünaamikat tasub koos uurida, samuti peaks see analüüs selgitama välja, milliste perioodide vahel on erinevused koosluse struktuuris suurimad.

Zooplanktoni pikaajalisi trende Läänemeres on palju uuritud keskkonna, antropogeensete ja troofiliste tasemete mõjude võtmes (näiteks: Diekmann jt., 2012; Dippner jt., 2000; Peltonen jt., 2004; Rudstam jt., 1992; Yurkovskis jt., 1999). Vähem on töid, mis käsitleks zooplanktoni liikdevahelise dünaamika muutuseid. Peamiselt on need seotud olnud karnivoorsete zooplankerite mõjuga saakloomade populatsioonile (Lehtiniemi & Lindén, 2006; Ojaveer, 2004; Ojaveer & Lumberg, 1995). Selline lähenemine, nagu siin töös kasutatud, on uude, ehkki meenutab mõnevõrra fütosotsioloogiat – s.t. teadussuunda mis uurib taimekoosluste kujunemist kasutades liikdevahelisi suhteid. Eesmärk on visualiseerida koosluse struktuuris toimuvaid muutuseid võimalikult laias plaanis, kaasates suuremat osa domineerivaid liike samaaegselt, ja keskendudes ennekõike kogu kooslusele, mitte üksikutele liigipaaridele.

2. Referatiivne ülevaade zooplanktoni bioloogiast ja elukeskkonnast

Zooplankton on loomne hõljum, mis omab olulist rolli mere ökosüsteemis, tagades orgaanilise aine ja energia liikumise autotroofide ja kõrgemate troofiliste tasemete vahel. Suur osa zooplankteritest toitub fütoplanktonist ning on ise toiduks näiteks kalamaimudele ja täiskasvanud kaladele (Harris, 2000).

Zooplankterid omavad piiratud liikumisvõimet, kas jäsemete, kehaliigutuste või ka keha ujuvuse muutmise abil (näiteks vertikaalseks rändeks ja toidu hankimiseks). Toiduallika järgi jaguneb zooplankton herbivoorideks, omnivoorideks ja karnivoorideks. Toitumisviisidena on levinud filtreerimine, saagi varitsemine ja püüdmine. Zooplankton võib toituda detriidist, fütoplanktonist, bakteritest ja teistest zooplankteritest (Harris, 2000). Toitumistüübid ei ole rangelt piiritletavad erinevate taksonite järgi. Esineb palju segatüüpe ning osad loomad on võimelised lülituma ümber tavapäraselt teistsugusele toitumisviisile (Saiz & Kiørboe, 1995).

Zooplanktonit leidub peamiselt epipelagilises (0-200m) ja mesoepipelagilises (200-1000m) tsoonis. Vee sügavuse järgi on mereökosüsteemide zooplankton jagatav neriitiliseks (horisontaalne sügavusvöönd, mis ulatub mõnavee alapiirist mandrilava ääreni) ja avamere planktoniks. Esimeste seas on tihti meroplanktereid, ehk liike, kes ainult mingi osa oma elutsüklist veedavad planktoni hulgas, sest põhja lähedus võib neile organismidele olla oluline oma elutsükli läbiviimiseks. Samuti on madal rannikumeri oluline keskkond liikidele, kes munevad puhkemune (Harris, 2000).

2.1 Abiootilised mõjud zooplanktoni kooslustele

Temperatuur mõjutab tugevalt zooplanktoni liigilist koosseisu ja arvukust (Devreker jt., 2009; Gillooly, 2000). Ekstreemsemad temperatuuri väärtused nõuavad spetsiifilisemaid kohastumusi ning võivad piirata liigilist mitmekesisust. Temperatuuri suure mõju zooplanktonile tingib asjaolu, et zooplankterid on kõigusoojased organismid, mistõttu kõikumised keskkonna temperatuuris kajastuvad kiiremini liikumis-, toitumis- ja sigivusaktiivsuses (Gillooly, 2001; Harris, 2000). Zooplanktoni liikidel, nagu ka teistel elusorganismidel, on füsioloogia poolt määratud temperatuuri optimumid ja amplituudid, milles nende elutegevus on kõige rohkem soodustatud. Kitsamas temperatuurivahemikus elavaid zooplankterid ehk stenoterme leidub näiteks polaaralade veekogudes ning süvaookeanis, laia temperatuurivahemikku taluvaid liike ehk eurüterme leidub

neriitilistes vetes, suurematel laiuskraadidel (Harris, 2000). Temperatuuri aastaaajaline kõikumine mõjutab ka zooplankterite peamist toiduallikat, fütoplanktonit (Ottersen jt., 2001; Reid jt., 1998).

Zooplanktonit leidub laias soolsusvahemikus, kuid paljudele põhjustavad riimveelised veekogud füsioloogilist stressi, mis väljendub näiteks vähenenud kasvus (Kankaala, 1983; Korsman jt., 2014).

Antud töös käsitletavat zooplankterid (väikesed aerjalgsed, vesikirbud, keriloomad) võivad aastas paljuneda määramata arv kordi. Paljunemine võib olla nii biseksuaalne (sigimises osaleb emas- ja isassugupool) või partenogeneetiline. Oluline roll on zooplanktoni sigimisbioloogia seisukohalt talvitus- või puhkemunadel. Puhkemunade munememisele eelneb isaste tootmine ja partenogeneesi peatumine. Nende abil elab populatsioon üle ebasoodsad tingimused. Puhkemunade abil toimub ka levik (Gilbert, 1974). Paljud zooplankterid arenevad läbi moonde. Aerjalgsetel, pärast koorumist, esineb naupliuse 6 staadiumi, millele järgneb 5 kopepodiidi järku (Yoon, Shim, & Choi, 1998).

Zooplankton on oluline lüli primaarprodutsentide ehk fütoplankterite ja kõrgemate toiduahela lülide vahel. Tavaliselt järgib zooplankton fütoplanktoni arvukuse trende positiivses seoses, kuid esinevad ka negatiivsed mõjud. Õitsengute ajal väheneb hapniku kontsentratsioon, mis mõjub zooplankteritele negatiivselt (Hallegraeff, 1993). Osad fütoplankterid on toksilised ning neid tarbivate zooplankterite kohasus langeb (Engström jt., 2000; Kozlowsky-Suzuki jt., 2003; Sellner jt., 1994). Siiski on näidatud, looduslikke populatsioone uurides, et toksiliste vetikate õitsengu ajal võib aerjalgsete arvukus hoopis tõusta (Meyer-Harm jt., 1999).

Fütoplanktoni kui toidu biomassi ja kvaliteedi erinevused loovad võimaluse mitmetel erinevatel herbivooridel kooseksisteerida. Zooplankterid võivad olla kohastunud erinevas suurusvahemikus toitu eelistama (DeMott jt., 2001; Webster & Peters, 1978). Samuti võivad olla kohastumused ainevahetuses, mis võimaldab erinevatel liikidel või rühmadel toituda erineva toksilisuse ja toiteväärtusega fütoplanktonist (Lundstedt & Brett, 1991). Arvatakse, et rohevetikad on suurema toiteväärtusega kui sinivetikad. Kõrgeima toiteväärtusega fütoplankteriteks on pakutud kojata viburvetikaid (Kerfoot jt., 1988).

2.3 Kiskluse mõju zooplanktonile

Kisklussurvet avaldavad zooplankteritele kalad ja selgrootud kiskjad, kes võivad ka ise olla osa zooplanktonist (Harris, 2000). Kisklus avaldab mõju zooplanktoni koosluse struktuurile ja dünaamikale leevendades konkurentsi saakloomade vahel (Polis jt., 1989). Looduslikes tingimustes on kiskluse mõju sageli raske eristada konkurentsi mõjust (Holt, 1977)

Mitmed zooplanktoni taksonid läbivad erinevaid ontogeneesi etappe, tänu millele on kiskjate mõju saaklooma elu jooksul erinev. Samuti võib koorumise aeg olla mõjutatud aktiivselt zooplanktonist toituvate kalamaimude arvukusest – valiku surve võib soosida isendeid, kes kooruvad enne või pärast kiskja arvukuse maksimumi (Cushing, 1990; Fortierl & Gilbert, 1995). Lisaks on zooplanktoni kooslustes levinud gildisene kisklus, kus paljud täiskasvanud ja suuremad järgud võivad toituda väiksematest vanusejärgudest (Polis jt., 1989).

Karni- ja omnivoorsete zooplankterite toidueelistused muutuvad ontogeneesi käigus (Conley & Turner, 1985). Tänu sellele on kisklussurve saakliikidele ühtlasemalt jagunenud. Nii väheneb konkurents ja populatsiooni saab asustada suurem arv liike (Neill, 1981).

Kalad selekteerivad saagi objekte zooplanktonist suuruse järgi, kusjuures eelistatakse enamasti sobivas vahemikus olevatest suurema kasvulisi (Vanni, 1986). Saakloomad võivad kisklussurvele vastata ka suurenenud reproduktsiooniga (Neill, 1981).

2.4 Zooplankterite vaheline konkurents

Liikide vahelist konkurentsi saab kõige paremini uurida katsete abil, kuid katsetingimused enamasti ei peegelda keerukamaid keskkonna ja organismide vahelisi suhteid. Samas looduslike populatsioonidega manipuleerimine võib olla tehniliselt väga keeruline või ka ebaetiline. Seepärast on otsitud kaudseid meetodeid konkurentsi (ja muude koosluse mitmekesisust mõjutavate tegurite) uurimiseks. Selliste uuringute aluseks on enamasti andmed populatsioonide struktuuri ja dünaamika kohta, millest püütakse tuvastada mustreid, mis võivad olla potentsiaalsed viited mõnele bioloogilisele interaktsioonile (Holt, 1977).

Zooplankterite vahel võib esineda nii interfertset konkurentsi (otsene võitlus piiratud ressursi pärast) kui ekspluatatiivset konkurentsi (organismid interakteeruvad kaudselt läbi piiratud ressursi tarbimise) (MacIsaac & Gilbert, 1991). Konkurents kujuneb nišširuumide kattumisel ning selle mõju avaldub konkureerivate liikide biomassi ja arvukuse muutustes. Leidub isegi näiteid allelopaatiast, s.t. konkurentide mahasurumisest keemiliste ühendite abil (Folt & Goldman, 1981).

Üks zooplankteritele iseloomulik vastus konkurentsi survele on puhkemunade kasutamine (Aránguiz-Acuña jt., 2015; Gilbert, 1974; Neill, 1981).

Herbivoorsete zooplankterite puhul on näidatud, et suurus ja sellega kaasnev võime paremini fütoplanktonit kui toidu ressursi hõivata on oluline konkurentsieelis väiksemate liikide ees. Veekogudes, kus puuduvad kalad, domineerivad suured efektiivsemalt toituvad herbivoorsed zooplanktoni liigid, kes on väiksemad välja tõrjunud (Vanni, 1986; Zaret & Hutchinson, 1980). Planktontoiduliste kalade puudumisel võivad kiskjateks olla suured vesikirbud ja aerjalgsed, kes eelistavad väiksemamõõdulist zooplanktonit ning väikesemõõduliste liikide arvukuse languse tingib otsene kiskluse efekt (Dodson, 1974). Suurte liikide domineerimine kalade puudumisel võib olla tõenäolisem rohketoitelistes veekogudes, kus suurem produktsioon võimaldab suurtel liikidel kiiremini oma arvukust kasvatada (Vanni, 1986).

Kuigi eksisteerib palju potentsiaalselt konkureerivaid liigikombinatsioone, on looduslikes tingimustes harva leitud, et nende liikide arvukused on olulisel määral mõjutatud üksteise kohalolust just ressursikonkurentsi tõttu. Olulisemateks põhjusteks pakutakse kiskjate poolt avaldatavat ülalt-alla kontrolli ning keerukaid toidu ja isendi suurusest tulenevaid troofilisi suhteid (Allan, 1973; Neill, 1981; Vanni, 1986). Samuti on olulised väikesed erinevused keskkonnaeelistustes, mis võimaldab eriti just parasvöötme tugeva sesoonsusega veekogude taksonitel oma arvukuse tippe erinevalt ajastada (Irigoien & Gasparini, 1996).

2.5 Uuritud taksonite keskkonna eelistused ja toitumine

Antud töös on uuritud 9 domineeriva zooplanktoni taksoni vahelisi suhteid. Seletamaks leitud seoste taga peituvaid võimalikke mehhanisme, on oluline teada, millised abiootilised ning biootilised tegurid nende liikide ökoloogias võtmerolli mängivad.

Zooplanktoni arvukuse dünaamika on pikemaajaliselt sageli seletatav kliima varieeruvusega. Abiootilistest teguritest on Läänemeres kõige olulisemad temperatuur ja soolsus. Läänemerd asustab suhteliselt noor riimveeline kooslus, siia levinud liigid on sageli tugevas stressis – paljud liigid pärinevad soojematest ja soolasematest veekogudest, samuti ei ole Läänemere soolsus optimaalne mageveeliikidele (Kankaala, 1983; Remane & Schlieper, 1958).

Pärnu lahes domineerivad aerjalgsed *Acartia* spp. ja *Eurytemora affinis* on küllaltki laia temperatuuri ja soolsuse taluvusega, neid leidub väga erinevates temperatuuri ja soolsuse tingimustes rannikumere ökosüsteemides globaalselt. Aerjalgne *E. affinis* talub paremini jahedamaid temperatuure, nagu on tüüpilised väärtused maikuus Pärnu lahes. Soojematel

suvekuudel muutuvad domineerivaks *Acartia* spp. (Diekmann jt., 2012; Hirche, 1992; Viitasalo jt., 1994). Suvel on kopepodiidid (aerjalgsete noorjärgud) arvukamad soojemates, kõrgemates veekihtidest (Schulz jt., 2012).

Keriloomad *Synchaeta* spp. ja *Keratella* spp. kätkevad endas mitmete erinevate keskkonna eelistusega liike. *Synchaeta monopus* ja *Synchaeta baltica* peetakse soojaveelisteks riimveeliikideks. Perekonda *Keratella* kuuluvad *Keratella quadrata* ja *Keratella cochlearis* on magevee liigid (Ojaveer, 2014).

Evadne nordmanni ja *Pleopis polyphemoides* on eurühaliinsed ja eurütermsed vesikirbuliste liigid (Ojaveer, 2014), kuid vähemalt Läänemere edelaosas alustab *E. nordmanni* kasvamist hiljem kui teised vesikirbulised, mis viitab tema soojavee eelistusele (Schulz jt., 2012). Pärnu lahes leidub liiki *P. polyphemoides* rohkem magedamates jõesuudme lähedastes osades (Pöllupüü jt., 2010).

Vesikirbuliste perekonda *Bosmina* spp. kuuluva *Bosmina longispina* arvukuste kõikumised Liivi lahes on väga suures osas seletatavad soolsuse ja temperatuuri muutustega (Ikauniece, 2001). Tugeva seose taga võib olla tõik, et *B. longispina* talub võrdlemisi halvemini Läänemere tugevat sesoonsust ja sellega kaasnevaid temperatuurimuutusi. Eriti tundlikud on selle suhtes jahedasse vette koorunud noorjärgud (Kankaala, 1983). Väga madalad soolsuse väärtused võivad liigile olla letaalsed (Ikauniece, 2001).

Karnivoor *Cercopagis pengoi* on invasiivne vesikirbuline soojematest Araali ja Kaspia meredest ning tema arvukuse maksimumid jäävad soojematele suvekuudele (MacIsaac jt., 1999; Ojaveer jt., 2004).

Tõruvähk *Balanus improvisus* suudab kohaneda väga laia soolsusvahemikuga (Fyhn, 1976) ning on Läänemeres keskmiselt kõrgema temperatuuri optimumiga (Ojaveer, 2014).

Lisaks temperatuurile ja soolsusele avaldab zooplanktonile olulist mõju veekogu hägusus, valgushulk, hapnikusisaldus ning lainetus (eriti madalapõhjalises veekogus nagu Pärnu laht) (Harris, 2000). Hägusamat vett eelistavad osad vesikirbulised ning *E. affinis* (Xabier jt., 1996). Valgus võib olla signaaliks talvitusmunade arenemiseks (Kankaala, 1983) ning on oluline tegur, mis reguleerib esmastootjate produktsiooni.

Turbulents tõstab keskkonna heterogeensust ehk mõjutab zooplanktoni jaotust ruumis. Lainetuse ja tuule mõjul võivad kuhjuda toitained ja fütoplankton, mis võib tõsta ka zooplanktoni arvukust. Vee liikumine avaldab mõju ka populatsiooni struktuurile, kogudes ja kuhjates selektiivselt

väiksemaid ja vähem liikuvaid liike. Samuti võib tuul eemaldada sooja pealmise veekihi, mis võib mõjutada kõrgema temperatuuri eelistusega taksoneid (Macías jt., 2010). Nii näiteks võivad invasiivse vesikirbulise *C. pengoi* arvukuse erinevused Läänemeres olla põhjustatud tuultest – tegemist on nõrga ujujaga ja soojalembese liigiga, kes eelistab tuulevaiksemaid lahtesid (Põllumäe & Kotta, 2007).

Kõige levinumaks toitumistüübiks (uuritud taksonite seas) toitumisobjekti järgi on omnivooria, kuid esineb ka herbivoore ja karnivoore. Kitsamalt ehk troofiliste tasemete sees, võib zooplanktereid jagada tarbitava toiduosi suurus järgi, mis on tavaliselt enam-vähem piiritletud taksoni või vanuserühma suurusega (Harris, 2000). Käsitletud taksoneid, kelle toitumist saab pidada peamiselt karnivoorseks, on üks: *C. pengoi*, kes on teoreetiliselt võimeline toituma kõigist teistest siin töös uuritud liikidest (Holliland jt., 2012).

Omnivoorsete aerjalgsete *Acartia* spp. ja *E. affinis* eelistatud toidu partikli suurus jääb 2-200 µm vahele (Richman jt., 1977), kusjuures *E. affinis* suudab energiat efektiivsemalt omastada väiksemamõõdulisest toidufraktsioonist. Samas võib perekonda *Acartia* kuuluv *Acartia bifilosa* suuremõõduliste toiduobjektide puudusel olla alt-üles limiteeritud (Richman jt., 1977; Irigoien & Gasparini, 1996). Nimetatud aerjalgsed on võimelised toituma nii vetikatest, mikrozooplanktonist, detriidist kui ka keriloomadest (k.a. *Synchaeta* spp. ja *Keratella* spp.), aga ka aerjalgsete naupliustest ja kopepodiididest (Berk jt., 1977; Boak & Goulder, 1983; Heinle jt., 1977; Richman jt., 1977).

Keriloomade *Keratella* spp. hulka kuuluv *K. cochlearis* on toitumistüübi poolest sedimentaator ning suudab toituda osistest suurusga 1-20µm. Nimetatud suurusesse mahuvad fütoplankton, mikrozooplankton ja detriit (Gilbert & Jack, 1993; Starkweather & Bogdan, 1980).

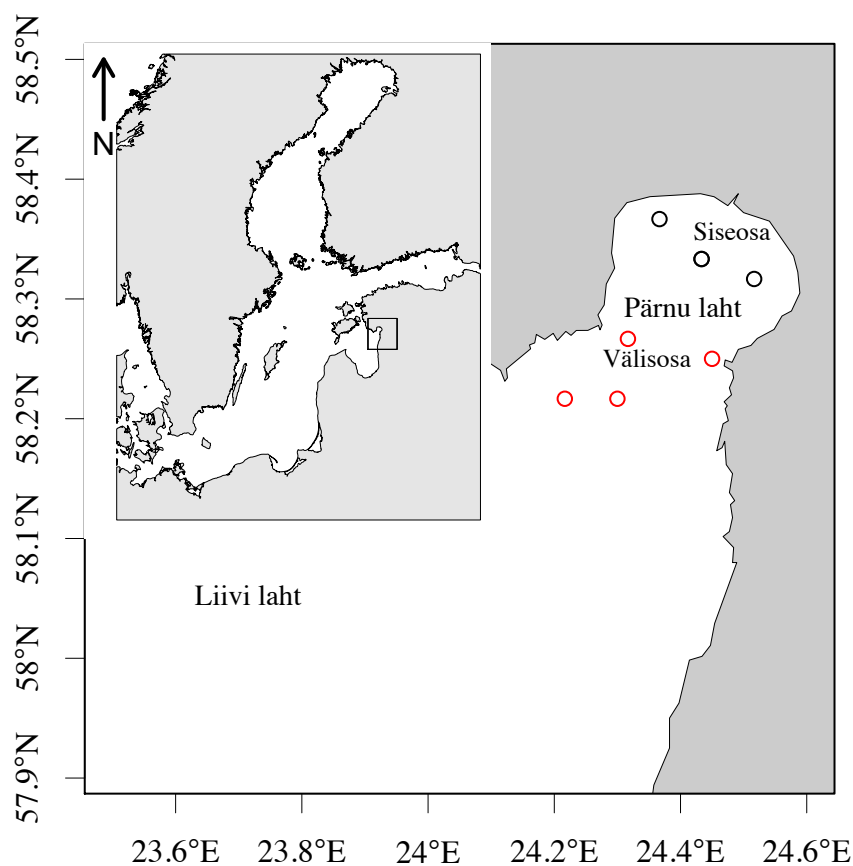
Vesikirbud *E. nordmanni*, *Bosmina* spp., *P. polyphemoides* on kõik omnivoorsed, erinevused nende toidueelistustest seisnevad eelistatud toiduosi suuruses. *E. nordmanni* on filtreerija, kelle võimalikuks toiduosi suuruse vahemikuks on näidatud 2,5-210 µm, suuruse eelistuse jaotust võib seletada ka tema võimetus püüda ja kinni hoida suuremat liikuvat saaki (Katechakis & Stibor, 2004).

Vesikirpude perekonna *Bosmina* spp. esindajad omavad erinevaid toitumisviise, olenevalt osakese suuruselt: filtreerimine väikese (3-7 µm vetika rakk viidatud uuringus) ning haaramine suure toiduosi puhul (7-12 µm vetika rakk viidatud uuringus) (Bleiwas & Stokes, 1985).

Vesikirp *P. polyphemoides* toitumisviiside ja eelistuste kohta ei leidu täpsemat infot, kuid mõnel pool on talle viidatud kui röövtoidulisele liigile, kes toitub peamiselt mikrozooplanktonist (Horsted jt., 1988). Samas on talle kui *Podonidae* seltsi kuuluvale vesikirbule viidatud ka kui herbivoorile, kes toitub peamiselt autotroofsetest vaguviburvetikatest. Viimane väide pole seni Pärnu lahes kinnitust leidnud (Põllupüü jt., 2010).

Kõik kopepodiitsed arengustaadiumid toituvad detriidist ja bakterplanktonist. Toidu valik muutub seoses toitumisaparaadi arenguga ning vanemad järgud võivad olla karnivoorsed (Ojaveer, 2014). Tõruvähi *B. improvisus* naupliused on samuti omnivoorid, toitudes detriidist, fütoplanktonist ning mikrozooplanktonist (Ojaveer, 2014).

2.6 Pärnu laht



Joonis 1. Pärnu lahe paiknemine Läänemeres ning proovivõtujaamade jaotus lahe sees (Simm & Ojaveer, 2000).

Pärnu laht (Joonis 1) on osa kirde poolsest Liivi lahest, piirnedes Manilaiu, Kihnu lõunatipu ja Häädemeestega (Simm & Ojaveer, 2000). Pärnu lahte iseloomustab madal sügavus, piiratud ühendus ülejäänud Läänemerega ning tugev inimtegevusest lähtuv mõju. Tänu nimetatud omadustele on vesi lahes suhteliselt hägune (Secchi sügavus <3m) ja rohketoiteline (Kotta jt., 2008). Pärnu laht on ka majanduslikult oluline kalastus- ning puhkepiirkond. Seal leidub ohtralt kudemispaiku mitmetele kalaliikidele (Kotta jt., 2008). Samuti on Pärnu lahte pikaajaliselt eri valdkondade teadlaste poolt uuritud. Eriti järjepidevalt ja põhjalikult on seiratud kalavastseid (sh tööduslikud kalad nagu räim) ning kalade toidubaasi moodustavat zooplanktonit (Ojaveer jt., 2000). Zooplanktoni aegread algavad 1957ndast aastast, veekeskkonna seireandmed on lünklikumad.

Jääkate esineb Pärnu lahes enamikel aastatel detsembri ja aprilli vahel. Zooplanktoni produktsioon hakkab oluliselt suurenema alates aprilli lõpust. Keskmise suvine pinnavee temperatuur võib ulatuda kuni 23 kraadini (°C). Termokliin ehk temperatuuri hüppekiht, mis eraldab kergema ja soojema pinnavee raskemast ja jahedamast põhjakihist moodustub soojematel kuudel ning kaob sügistormidega septembris-oktoobris (Raudsepp, 2001). Soolsus kujuneb balansina magevee sissevoolu (aastane sissevool on ligikaudu võrdne Pärnu lahe ruumalaga) ja Läänemerest sissevoolava soolasema vee hulga vahel. Soolsus kõigub mageveelise väärtuse juurest kuni 7 PSU-ni. Madala soolsuse tõttu leidub Pärnu lahes eurühaliinseid (laia soolsustaluvusega), riimveelisi ja ka mageveeliike (Kotta jt., 2008). Pärnu lahe hoovused on suhteliselt nõrgad ning nende suund sõltub tugevalt valdavatest tuultest, sealjuures kõige olulisemad on lõuna-lääne suunast puhuvad tuuled (Suursaar jt., 1995).

Fütoplankton on suhteliselt liigirikas ja suure biomassiga. Kevadised vetikaõitsengud toimuvad enamasti aprilli keskpaigast kuni mai lõpuni, kus domineerivad ränivetikad (*Achnanthes taeniata*, *Thalassiosira baltica*) ja külmaveelised vaguviburvetikad (*Peridiniella catenata*), aga sageli ka heterotroofne viburloom *Mesodinium rubrum*. Perioodil 1995-2004 suurenes vaguviburvetikate osakaal seoses pehmemate talvedega ning see muutus kajastus ka teistes Läänemere osades (Klais jt., 2011). Pärnu lahele on iseloomulikud tsüanobakterite suvised õitsengud, mille intensiivsus on üheksakümnendate algusest vähenenud. Fütoplanktoni suurim produktsioon oli aastatel 1968-1987, millele on järgnenud langus (Ojaveer, 2014).

Pärnu lahe zooplanktoni koostis moodustub peamiselt keriloomadest, vesikirbulistest, aerjalgsetest ja meroplanktonist. Domineerivad aerjalgsed (*E. affinis*, *Acartia* spp.) ja keriloomad

(*Synchaeta* spp., *Keratella* spp.), vesikirbulisest on arvukaimad *Bosmina* spp, *P. polyphemoides*, *E. nordmanni* ja *C. pengoi*. Viimastel aastakümnetel on tõusnud aerjalgsete osakaal ning vähenenud vesikirbuliste *Bosmina* spp. ja *P. polyphemoides* arvukused. Osalt seostatakse vesikirbuliste langust kliima muutusega, aga ka röövtoidulise *C. pengoi* invasiooniga (Ojaveer jt., 2000; Põllupüü, 2010), kes on ka mujal veekogudes vesikirbuliste arvukust vähendanud (Kotta jt., 2008; Laxson jt., 2003).

Inimtegevusest lähtuvatest mõjudest on zooplanktoni jaoks kõige olulisem heitvetes sisalduvad toitesoolad, nagu lämmastik, fosfor ja räni. Peamisteks saasteallikateks on Pärnu linn ja Pärnu jõgi. Nimetatud toitesoolade kontsentratsioonide tõustes suureneb ka fütoplanktoni produktiivsus, mis võib omakorda tõsta zooplankterite koguarvukust (Kotta jt., 2008). Alates üheksakümnendate algusest on nimetatud toitainete kogus heitvetes vähenenud tänu Pärnu linna reovee puhastamisele (Suursaar jt., 1995). Samas võib toitainete tasakaal mõjutada ka vetikate liigilist koosseisu, nt ränipiirang võib nihutada kevadõitsengutes proportsioone mitte-ränivetikate kasuks (Olli jt., 2008).

2.7 Zooplanktoni pikaajaline dünaamika Pärnu lahes

Zooplanktoni aastatevahelist ja pikaajalist varieeruvust on kõikjal rannikumere ökosüsteemides seostatud kliima varieeruvusega (Möllmann jt., 2008). Läänemere ilmastik (nagu ka ülejäänud põhja poolkera ilmastik) ja selle aastatevaheline muutlikkus on tugevalt seotud Põhja-Atlandi ostsillatsiooniga (NAO). Õhurõhu muutused Põhja-Atlandil toovad kaasa muutusi sademetes ja temperatuuris, ning viimasele mõjule on kõigusoojaste organismide (nagu füto- ja zooplankton) ainevahetuse kiirus eriti tundlik (Ottersen jt., 2001; Reid jt., 1998). Väiksem tähtsus on kliimast vähem sõltuvatel abiootilistel, biootilisel ja antropogeensetel mõjudel (Dippner jt., 2000; Kotta jt., 2008; Möllmann jt., 2008; Yurkovskis jt., 1999).

Kasutades erinevaid planktoni taksoneid, on näidatud, et Läänemeres on temperatuur ja soolsus kõige olulisemad tegurid, mis mõjutavad zooplanktoni koosluste dünaamikat ja struktuuri (Diekmann jt., 2012; Dippner jt., 2000; Ojaveer jt., 1998; Remane & Schlieper, 1958).

Aastatel 1950-1980 oli Liivi lahe zooplanktoni arvukus üldiselt valdavalt tõusutrendiga. Eriti ilmne oli see tõus rannikuäärses meres ja soojalembeste liikide seas (Sidrevics jt., 1993). Üheksakümnendate alguses vähenes klorofüll kontsentratsioon, peegeldades üldist esmastootjate

arvukuse langustrendi. Ühes sellega vähenes ka mesozooplanktoni üldbiomass (Yurkovskis, 1999). Samas on alates aastast 1990 suurenenud meroplanktoni osakaal (Kotta jt., 2008; Ojaveer & Lumberg, 1995). Üheksakümnendate algusest alanud arvukuse ja biomassi langust on seletatud kliima muutustega, suurenenud kisklussurvega kalade poolt (Möllmann jt., 2008) ja antropogeensete mõjude muutumisega (Yurkovskis jt., 1999). Samas eri rühmade lõikes, või sõltuvalt sellest, millist uurimisperioodi eri tööd käsitlevad, on leitud, et keriloomade ja aerjalgsede arvukused langesid 1970ndatest kuni 1980ndate keskpaigani, millest alates on olnud tõusev trend. Vesikirbuliste arvukuste ja biomassi kõige madalamad väärtused on mõõdetud peale 1990ndaid (Kotta jt., 2008). Seda on praeguseni seostatud karnivoorse vesikirbu *C. pengoi* invasiooniga (Kotta jt., 2008; Kotta jt., 2004).

Aastasisene zooplanktoni dünaamika ja koosluse struktuur on mõjutatud peamiselt temperatuuri ja toidu poolt, oma osa muutlikusse annavad ka kalade vastestaadiumite ning täiskasvanute kisklus. Talvel ja varakevadel moodustavad Liivi lahe mesozooplanktoni peamiselt aerjalgsed. Jahedamate aastaegade jaoks on keriloomad ja vesikirbud moodustanud talvitusmune, mis kevadel kooruvad (Ojaveer jt., 1998). Umbes kuu jooksul saavutavad kevadpõlvkonna aerjalgsed suguküpsuse, mis juhtub olenevalt talvest, mai lõpust kuni juuli alguseni. Üldiselt kasvavad kevadel (seoses temperatuuri tõusuga) pea kõikide zooplanktoni taksonite arvukused ning biomassi kese nihkub lahe avaosalt rannikumerre. Zooplanktoni arvukus ja biomass saavutavad maksimumi suvekuudel (juuli, august). Kõige rohkem võib zooplanktonit leida soojemas, 0-10 m sügavuses veekihi. Aerjalgsed jagunevad veekihi vanuse järgi – nooremad järgud ülemistes ja vanemad sügavamates kihtides. Juulis on tavaline vesikirbuliste osatähtsuse suurenemine, eriti perekondade *Podon* ja *Bosmina* puhul. Keriloomad saavutavad samuti suvel arvukuse maksimumi, mis suve lõpul kiirelt langeb (Ojaveer, 2014).

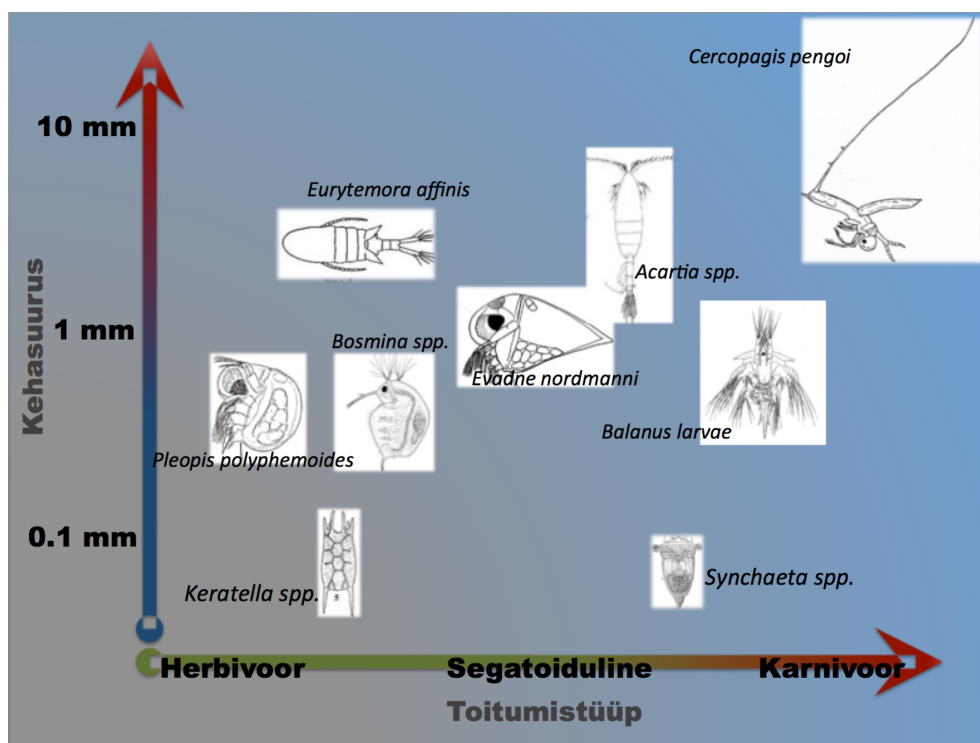
Sügisel (september-november) on iseloomulik vesikirbuliste kadumine planktonist ning üldine zooplanktoni arvukuse ja biomassi langus. Biomassi kese nihkub tagasi lahe avaossa ning veekihtide segunemise tagajärjel muutub zooplanktoni arvukuse jaotus veesambas taas ühtlasemaks. Sügisel saab suguküpsuks aerjalaliste suvine põlvkond, ning suur osatähtsus on kerilooma perekonna *Synchaeta* arvukusel (Ojaveer, 2014).

Pikaajaliste trendide hulka kuuluvad ka fenoloogilised muutused, s.t. kasvuga seotud sündmuste ajastus sesoonselt. See võib seotud olla keskmiselt soojemate talvedega, mis võimaldab zooplanktonil varem paljunema hakata. Keriloomade arvukuse tipp 1970ndatel ja 1980ndatel aastatel saabus aprillis-juunis, vesikirbulistel augustis ning aerjalgsedel septembris-novembris.

Hilisematel aastatel, 1990ndatel ja 2000ndatel, nihkusid keriloomade arvukuse maksimumid maisse-augustisse, aerjalgsete oma aprilli ja augustisse. Aerjalgsete domineerimine on viimaste aastakümnetega muutunud aastaringseks, seda katkestab ainult meroplanktoni arvukuse maksimum novembris (Kotta jt., 2008).

3. Materjal ja meetodid

Käesolevas analüüsis kasutati pikaajalisi zooplanktoni andmeridu, mis on kogutud Pärnu lahest aastatel 1957-2013 ja on hetkel talletatud Eesti Mereinstituudi andmebaasides. Zooplanktoni proove on läbi kogu vaadeldava ajaperioodi kogutud Juday võrguga tüüpilistest jaamadest, mis paigutuvad enamvähem ühtlaselt lahe sise- ja keskosa vahel, sügavused varieeruvad 2st meetrist lahe siseosas 20 meetrini keskosas (Joonis 1). Võrgu silmasuuruseks on 90 mikromeetrit, ja proov võetakse vertikaalse tõmbena põhjast pinnani. Proovid fikseeritakse, ja loetakse kolme alaproovina. Arvukused on viidud üle ühikule isendit m² kohta. Korrelatsioonimustrite uurimisel kasutati liike, kes arvestatavas osas proovides kohal on.



Joonis 2. Uuritud taksonite ligikaudne suurus ja toitumistüüp.

Analüüsis on kasutatud andmeid neist proovidest, mille kohta olid olemas ka veetemperatuuri väärtused (2061 proovi). Kõige sagedamini oli zooplanktonis esindatud taksonid – aerjalgsed *E.*

affinis, ja perekond *Acartia*, vesikirbulised *Bosmina* spp., *P. polyphemoides*, *E. nordmanni* ja *C. pengoi*, keriloomad *Synchaeta* spp. ja *Keratella* spp. ning tõruvähiliste (*B. improvisus*) vastsed. Nende taksonite ja rühmade ligikaudsed suurused ning toitumistüübid on visualiseeritud joonisel 2.

Aerjalgsete puhul on väga suur varieeruvus ning erinev käitumine omane erinevatele kopepodiitsetele vanusejärgkudele, seetõttu klasterdati numbrid arengujärgkudeks “C1” (kopepodiitsed staadiumid I-III), “C2” (staadiumid IV-V) ja täiskasvanuteks.

Esimese sammuna uuriti algandmetel põhinevaid korrelatsioonimaatrikseid (s.t. vastandina järgmisele etapile, kus eemaldati arvukustest teatud keskkonnamõjud). Andmed jagati pikaajaliselt kolmeks alatabeliks – periood I: 1957-1970; periood II: 1971-1990, periood III: 1995-2013; ja iga perioodi sees sesoonselt – juuni, juuli ja august, mis andis kokku 9 alatabelit. Aastad 1991-1995 jäeti analüüsist välja. Aerjalgsete pikaajalise dünaamika analüüs samast piirkonnast (Marilyn Teder, isiklik kommunikatsioon) näitas hiljuti, et 1990 ja 1995 vahel toimus äkiline muutus koosluses, kus aerjalgse *E. affinis* sesoonne maksimum nihkus juunist maisse ja stabiliseerus sellisesse rütmi peale aastat 1995. Paarikaupa korrelatsioonid (Pearsoni korrelatsioonikordaja, funktsioon “cor” R-is) arvutati kõigi taksoni paaride vahel logaritmitud arvukustest iga kuu ja perioodi sees. Analüüsis ei arvestata korrelatsioone sama aerjalgse eri vanusejärgkude vahel, kuna neis on eeldatavalt tugev ajaline autokorrelatsioon. Hindamaks sesooneid ja pikaajalisi muutusi koosluse korrelatsioonimustrites, võrreldi eri kuude (s.t. juuni vs. juuli, juuli vs. august ja juuni vs. august) korrelatsioonimaatrikseid (lihtne hajuvusdiagramm), ja arvutati eri kuude (sama perioodi sees) korrelatsioonide vaheline lineaarne seos (selle korrelatsioonikordaja ning p-väärtus).

Teise sammuna uuriti, kui palju koosluse korrelatsioonimuster muutub, kui eemaldada taksonite arvukuste üldisest varieeruvusest temperatuuri ja sesoonsuse (kuupäev aastast, zooplankteri sisemine kasvu ja paljunemis tsükli mõju) osa. Selleks sobitati iga liigi arvukustele üldistatud aditiivne mudel (funktsioon “gam” R-i lisapaketi “mgcv”, Wood, 2011), kus seletavateks muutujateks olid veepinna temperatuur ning päev aastast kui sesoonsuse mõõde. Üldistatud aditiivse mudeli puhul kasutati vigade hajuvuse kirjeldamiseks Gamma jaotust logaritmilise link-funktsiooniga, sest see sobib hästi arvukustele tüüpilise varieeruvuse kirjeldamiseks, kus on palju nulle, aga negatiivseid väärtusi ei ole. Kõigi mudelite poolt seletatud varieeruvus, ning see, millised seletavad muutujad olid olulised, on esitatud Tabelis 1. Koosluse korrelatsioonimaatriksid, mille puhul temperatuuri ja sesoonsuse mõju varieeruvusest on eemaldatud, arvutati eelkirjeldatud mudelite residuaalidest.

Algandmetest arvatud korrelatsioone võrreldi residuaalide korrelatsioonidega, hindamaks, kui olulist rolli liikide näilistes korrelatsioonides mängivad sesoonsus ja temperatuur.

Lahutades kindlaid koosluse korrelatsioonimaatrikseid üksteisest, uuriti, milliste liigipaaride vahelised seosed muutuvad kõige rohkem sesoonselt, või pikaajaliselt. Sesoone muutlikkuse uurimiseks lahutati iga pikaajalise perioodi sees augusti korrelatsioonimaatriksist juunikuu tabel (residuaalidel põhinevad korrelatsioonid); ning pikaajaliste muutuste tuvastamiseks lahutati viimase perioodi (1995-2013) vastava kuu korrelatsioonimaatriksist esimese perioodi (1957-1970) oma (s.t. 1995-2013 juuni maatriksist 1957-1970 juuni oma, jne).

4. Tulemused

4.1 Koosluste korrelatsioonimaatriksid

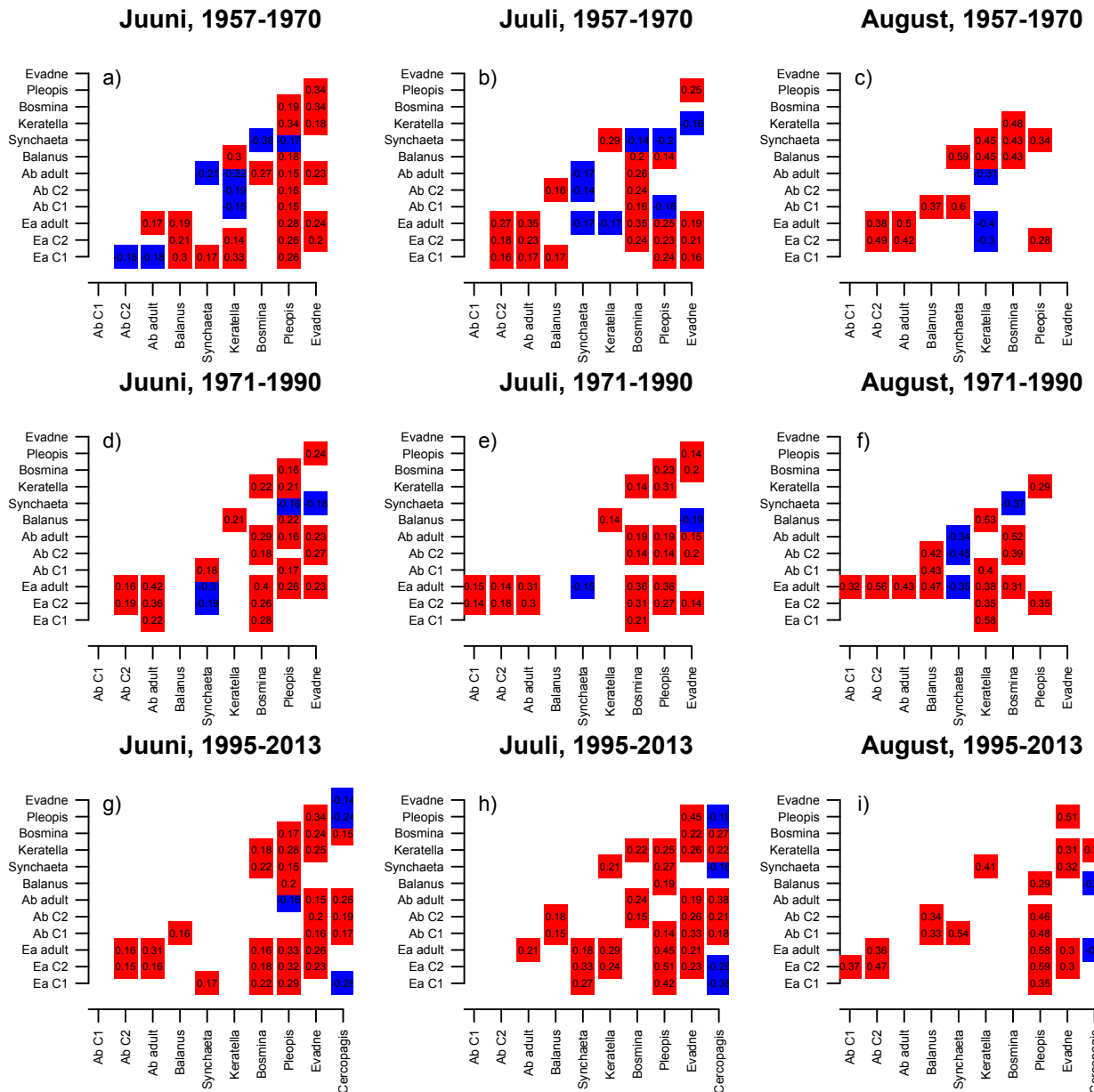
Kokku testiti üheksa alatabeli (3 kuud x 3 perioodi) kohta 576 liigipaari korrelatsioone, neist kokku 265 osutusid statistiliselt oluliseks (46%). Suurem osa olulisi seoseid (229 265st, ehk 86%) olid positiivsed, ülejäänud 36 korral (14%) leiti oluline negatiivne seos (Joonis 3).

Kuigi paljude taksonite arvukused olid nii oluliselt kui tugevalt seotud kas temperatuuri või sesoonsuse või mõlemaga (Tabel 1), ei erinenud algandmetest ja residuaalidest arvutatud koosluse korrelatsioonimaatriksid oluliselt (Joonis 4). Kõige rohkem lahknesid algandmete ja residuaalide põhjal arvutatud korrelatsioonid 1995-2013 juunikuul (Joonis 4g) kooslustes. Uusi oluliselt seotud liigipaare temperatuuri ja sesooni mõju eemaldamine ei paljastanud, ja need mis olid olulised algandmetes, olid olulised ka peale temperatuuri ja sesoonsuse mõju eemaldamist.

Korrelatsioonimaatriksid on küllaltki muutlikud sesoonselt, eriti kui võrrelda augustikuud juuni ja juuliga (Joonis 5b ja c). Samas juuni-augusti kontrast väheneb hilisematel perioodidel, s.t. seos eri kuude korrelatsioonide vahel muutub rohkem positiivseks ja vähemjuhuslikuks (nt 5h ja i).

Negatiivseid korrelatsioone esines märgatavalt vähem kui positiivseid. Kõige rohkem oli negatiivseid seoseid kerilooma *Synchaeta* spp. sisaldavates paarides. Kõige sagedasemad negatiivsed paarid on *Synchaeta* spp. ja tõruvähi *B. improvisus* vastsed; *Synchaeta* spp. ja aerjalgse *E. affinis* täiskasvanud ning C2 staadium (Tabel 2). Teine negatiivselt korreleerunud paaride grupp sisaldas vesikirbulist *C. pengoi* – kõik töös uuritud aerjalgse *E. affinis* arengu järgud ning vesikirbulised *E. nordmanni* ja *P. polyphemoides* (Tabel 2).

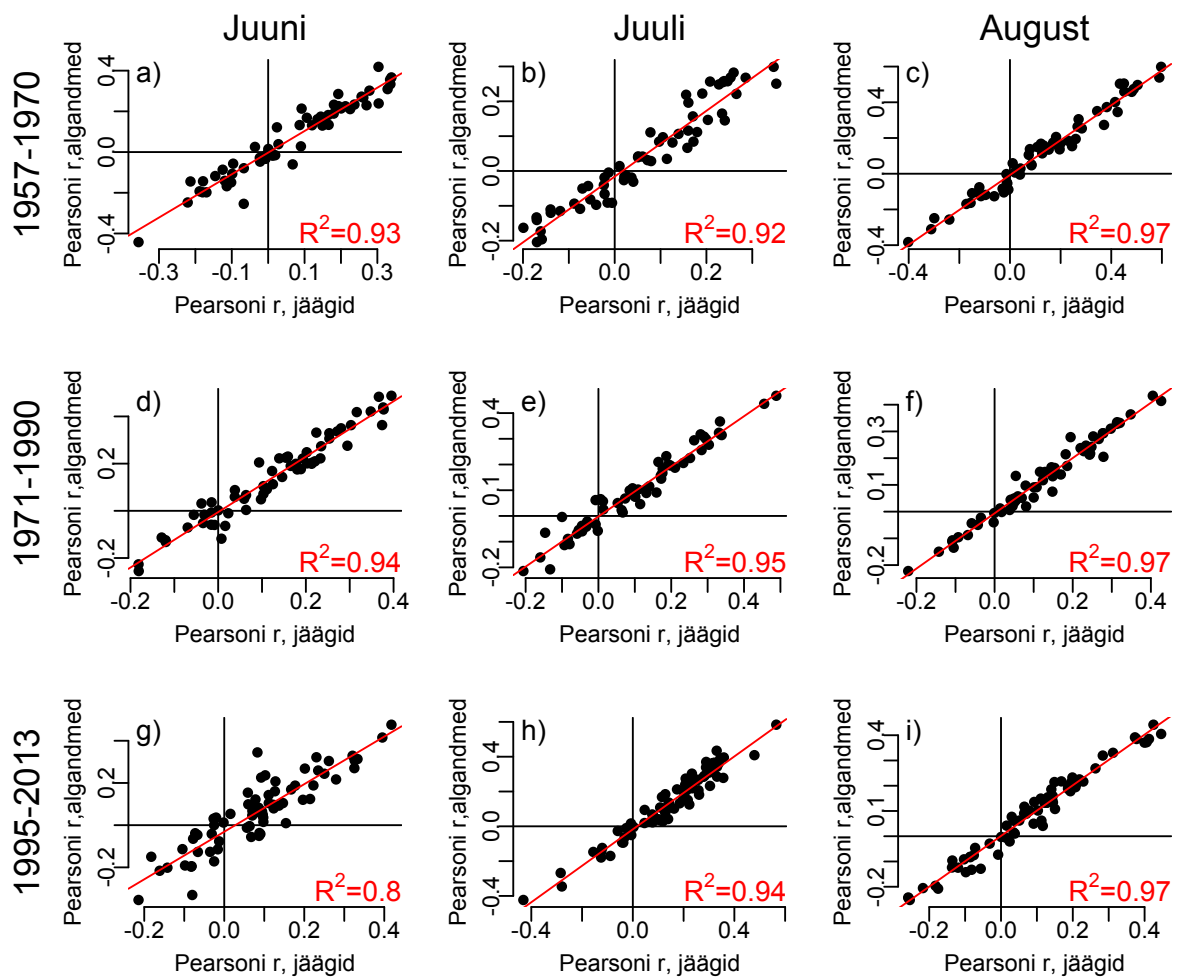
Läbi kolme perioodi ja kuu olid pidevalt positiivses korrelatsioonis järgmised taksonite paarid: 1) *E. nordmanni* ja *P. polyphemoides*; 2) *P. polyphemoides* ja *E. affinis*, ja 3) *Acartia* spp. ja *E. affinis*. Väga sagedasti korreleerusid positiivselt *P. polyphemoides* ja *E. affinis* kopepodiidid ning *P. polyphemoides* ning *Keratella* spp. (Tabel 3).



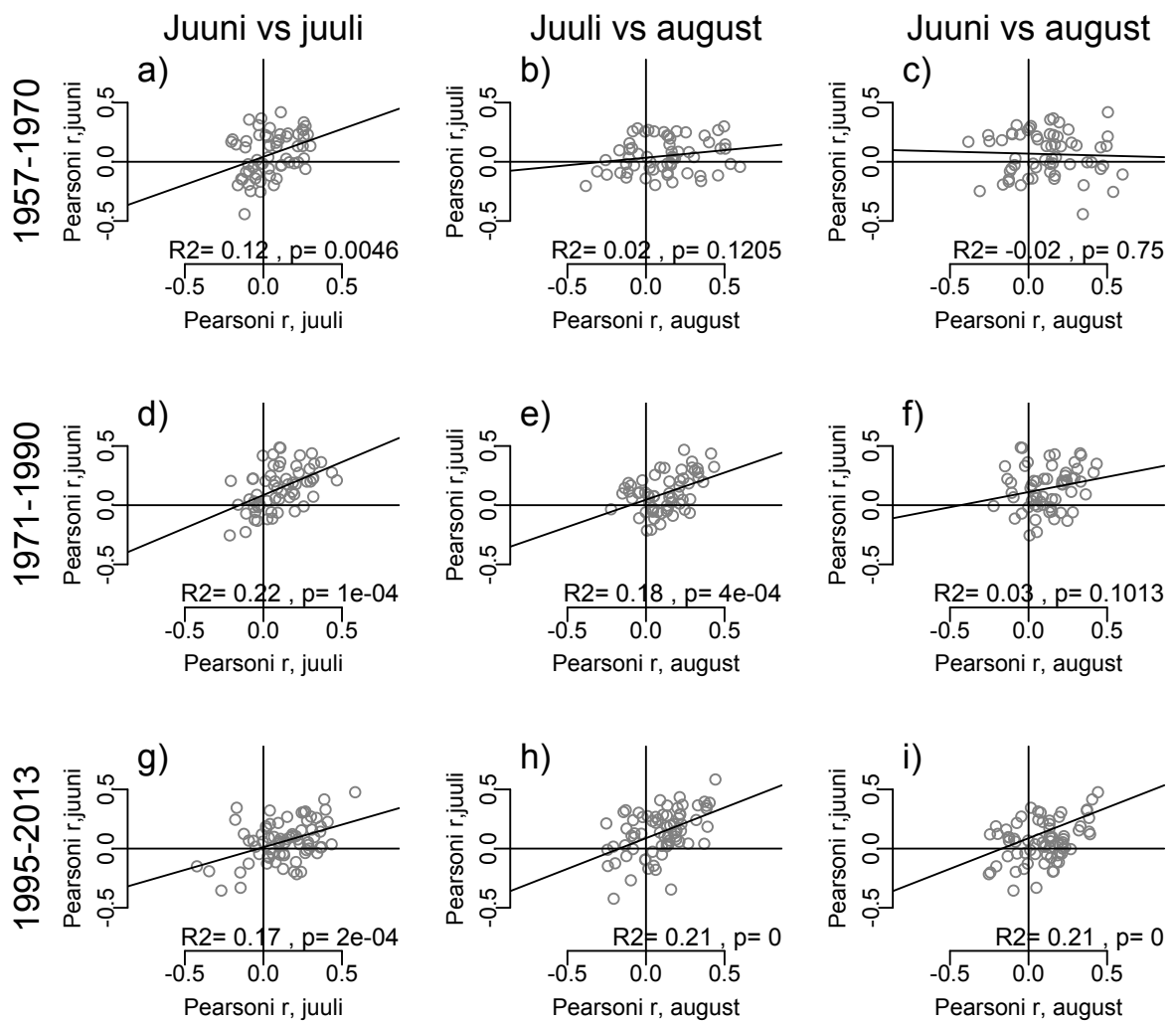
Joonis 3. Liigipaaride vahelised olulised seosed. Punasel taustal on positiivsed ja sinisel negatiivsed olulised seosed, ning nende Pearsoni korrelatsioonikoefitsiendid. Evadne=*Evadne nordmanni*; Pleopis=*Pleopis polyphemoides*, Bosmina=*Bosmina* spp., Keratella=*Keratella* spp., Synchaeta=*Synchaeta* spp., Balanus=*Balanus improvisus* naupilused, Ab adult=*Acartia* spp. täiskasvanud, Ab C2=*Acartia* spp. kopepodiidid (iv-v), Ab C1=*Acartia* spp. kopepodiidid (i-iii), Ea adult=*Eurytemora affinis* täiskasvanud, Ea C2=*E. affinis* kopepodiidid (iv-v), Ea C1=kopepodiidid (i-iii), Cercopagis=*Cercopagis pengoi*.

Tabel 1. Taksonite arvukuste seosed temperatuuri ja sesoonsusega. Üldistatud aditiivse mudeli seletusvõime (ära seletatud hajuvus, %) uuritud muutujate (liikide või taksonite või nende arengujärkude arvukuste) kaupa, kolme pikaajalise perioodi lõikes. Sulgudes on tähistatud see, millised seletavad muutujad olid olulised, ja kas võrdselt, või oli üks olulisem kui teine: T – veepinna temperatuur, S- sesoonsus, ehk päev aastast; kui on märgitud ainult üks täht, oli seos oluline ainult ühe seletava muutujaga; kui mõlemad, siis “=” tähistab ligikaudset samasuurt p-väärtust; ja “>” märk näitab, kui ühe muutuja ligikaudne p-väärtus oli oluliselt suurem teise omast.

	Periood I (1957- 1970)	Periood 2 (1971- 1990)	Periood 3 (1995- 2013)
<i>E. affinis</i> , C1	23.5% (T=S)	14.4% (T=S)	22% (S)
<i>E.affinis</i> , C2	12.3% (S)	7.6% (S>T)	18% (S)
<i>E.affinis</i> , adult	6.4% (S)	7.14% (T=S)	15% (S)
<i>Acartia</i> spp.,C1	13.3% (S)	18.6% (S>T)	24% (S>T)
<i>Acartia</i> spp., C2	10.7%(S>T)	11.6% (S>T)	20% (S>T)
<i>Acartia</i> spp., adult	5.8% (S)	12.9% (S)	22% (S)
<i>B.improvisus</i> , vastne	14.3% (S>T)	14.4% (T=S)	22% (S>T)
<i>Synchaeta</i> spp.	13.5% (T>S)	12.8% (S>T)	12.9% (T>S)
<i>Keratella</i> spp.	5.5% (T=S)	22% (T=S)	10% (S>T)
<i>Bosmina</i> spp.	28% (T=S)	28% (S>T)	12.7% (S>T)
<i>P.polyphemoides</i>	3% (S)	12.6% (T=S)	24.3% (S)
<i>E.nordmanni</i>	7.5% (S)	3.3% (S)	26% (S>T)
<i>C.pengoi</i>	NA	NA	30% (T=S)



Joonis 4. Liigipaaride korrelatsioonid enne ja pärast üldistatud aditiivse mudeliga hinnatud temperatuuri ja sesoonsuse mõju eemaldamist. Silma torkab tugev lineaarne seos ja vähene varieeruvus eri viisil arvutatud korrelatsioonide vahel. Punane joon läbi punkt pilve on algandmete ja jääkide korrelatsioonide vahelise lineaarse mudeli tõusuparameeter, koos äraseletatud hajuvusega (R^2 iga joonise allservas)



Joonis 5. Kuude vahelised korrelatsioonid igas uuritud pikaajalises perioodis. “R²”=korrelatsioonikordaja (R²).

Tabel 2. Negatiivselt korreleerunud paaride esinemissagedused.

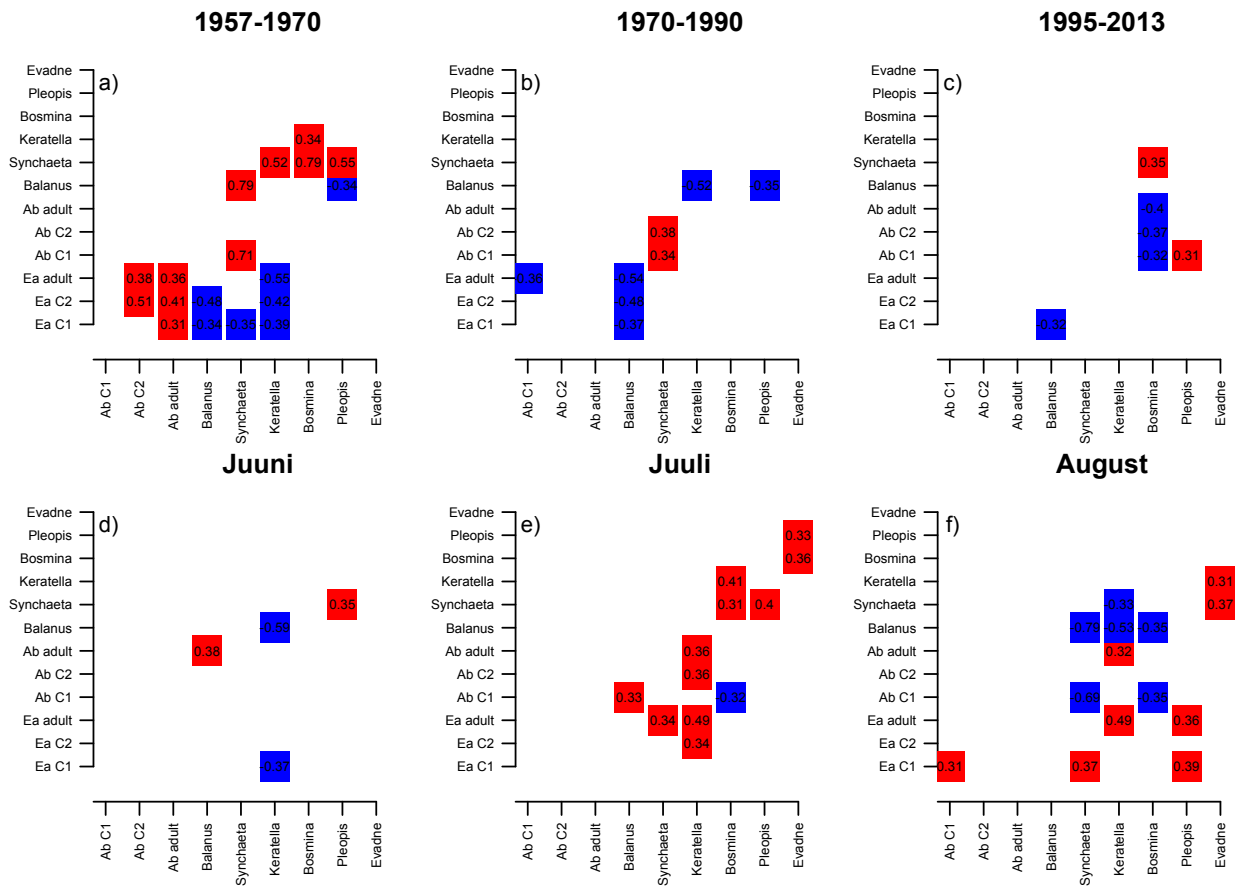
Takson	<i>Acartia</i> spp., täiskasvanud	<i>Acartia</i> spp., C1	<i>Acartia</i> spp., C2	<i>E. affinis</i> , täiskasvanud	<i>E. affinis</i> , C1	<i>E. affinis</i> , C2	<i>C. pengoi</i>	<i>Bosmina</i> spp.	<i>E. nodrmani</i>	<i>P. polypohemoides</i>	<i>Synchaeta</i> spp.
<i>Acartia</i> spp., täiskasvanud											
<i>Acartia</i> spp., C1											
<i>Acartia</i> spp., C2											
<i>E. affinis</i> , täiskasvanud											
<i>E. affinis</i> , C1	1		1								
<i>E. affinis</i> , C2											
<i>C. pengoi</i>		1	1								
<i>Bosmina</i> spp.			1								
<i>E. nodrmani</i>				1							
<i>P. polypohemoides</i>		1					1			2	
<i>Synchaeta</i> spp.	3		2	3		1		3			
<i>Keratella</i> spp.	2	1	1	2		1		1	1		
<i>B. improvisus</i> , planktiline vastne.					2			1	1		2

Tabel 3. Positiivselt korreleerunud taksoni paaride sagedused. Tabelis on 62st esinenud positiivsest paarist välja toodud need, kes korreleerusid positiivselt sagedamini kui 3 korda.

Takson	<i>Acartia</i> spp., täiskasvanud	<i>Acartia</i> spp., C1	<i>Acartia</i> spp., C2	<i>E. affinis</i> , atäiskasvanud	<i>E. affinis</i> , C1	<i>E. affinis</i> , C2	<i>C. pengoi</i>	<i>Bosmina</i> spp.	<i>E. nordmanni</i>	<i>P. polypohemoides</i>	<i>Synchaeta</i> spp.	<i>Keratella</i> spp.
<i>Acartia</i> spp., täiskasvanud						6						
<i>Acartia</i> spp., C1												
<i>Acartia</i> spp., C2						6						
<i>E. affinis</i> , täiskasvanud	9											
<i>E. affinis</i> , C1												
<i>E. affinis</i> , C2												
<i>C. pengoi</i>												
<i>Bosmina</i> spp.	6		5	6	4	5						
<i>E. nordmanni</i>				7	5	8		5				
<i>P. polypohemoides</i>				8	8	9		4	8			
<i>Synchaeta</i> spp.					4					4		
<i>Keratella</i> spp.								4	4	7	5	
<i>B. improvisus</i> , <i>planktiline vastne</i> .				4	6					6		5

4.2 Korrelatsioonide sesoonne ja pikaajaline varieeruvus liigipaaride kaupa

Igas pika-ajalises perioodis lahutati augusti korrelatsioonimaatriksist juunikuu oma, et visualiseerida seda, milliste taksonite vahelised seosed muutuvad kõige rohkem sesoonselt (Joonis 6a-c). Esimest perioodi iseloomustab kõige tugevam sesoonsus liikidevaheliste korrelatsioonide väärtustes, s.t. juuni ja august erinevus on mitmeid nii positiivseid kui negatiivsed, samas kui järgmisel kahel perioodil (1970-1990 ja 1995-2013) on oluliselt vähem selliseid paare, kelle vaheline korrelatsioon erineks oluliselt juuni ja augusti vahel. Pikaajaliselt, võrreldes juuniga, on juuli ja augusti kuudes kõige rohkem muutuseid koosluse korrelatsioonimaatriksis (Joonis 6d ja f).



Joonis 6. Taksoni paarides toimunud korrelatsioonide muutused. a-c: sesoonsed muutused pikaajalise perioodi sees (august võrreldes juuniga); d-f: pikaajalised muutused kuu sees (1995-2013 võrreldes 1957-1970). Evadne=*Evadne nordmanni*; Pleopis=*Pleopis polyphemoides*, Bosmina=*Bosmina* spp., Keratella=*Keratella* spp., Synchaeta=*Synchaeta* spp., Balanus=*Balanus improvisus* naupliused, Ab adult=*Acartia* spp. täiskasvanud, Ab C2= *Acartia* spp. kopepodiidid (iv-v), Ab C1=*Acartia* spp. kopepodiidid (i-iii), Ea adult=*Eurytemora affinis* täiskasvanud, Ea C2=*E. affinis* kopepodiidid (iv-v), Ea C1=*E. affinis* kopepodiidid (i-iii), Cercopagis=*Cercopagis pengoi*.

Tabel 4. Positiivselt ja negatiivselt korreleerunud paaride arvu jaotus kuude ja aastate lõikes. Kõige vähem seoseid on perioodil 1971-1990, kõige rohkem perioodil 1995-2013.

Seos	Negatiivsed korrelatsioonid			Positiivsed korrelatsioonid		
Aeg	1957-1970	1971-1990	1995-2013	1957-1970	1971-1990	1995-2013
Juuni	8	4	4	24	23	30
Juuli	8	2	4	23	24	32
August	3	4	2	14	16	19
Kokku	18	10	8	61	63	81
Neg+pos summa	79	73	89			

Arutelu

Käesolevas töös on uuritud Pärnu lahe zooplanktoni koosluse dünaamikat kasutades domineerivate ja sageli esinevate liikide korrelatsioonimustreid. Et hinnata keskkonna mõju liikide näilistele assotsiatsioonidele, arvutati koosluse korrelatsioonimaatriksid nii algandmete kui jääkide vahel mudelist, mis hindas temperatuuri ja sesoonsuse mõju taksonite individuaalsetele arvukustele.

Esimene oluline tulemus selles töös oli tõdemus, et koosluste korrelatsioonimaatriksid olid väga muutlikud nii sesoonselt kui pikaajaliselt. Sesoonide vahelises võrdluses olid omavahel sarnasemad juuni vs. juuli, ning erinevamad juuni vs. augusti ja juuli vs. augusti korrelatsioonimaatriksid, mis tähendab, et zooplanktoni dünaamika augustis erines tugevalt juuni ja juuli omast. Samas oli see väga selge ja tugev erinevus iseloomulik ennekõike kõige varasemale uuritud perioodile (1957-1970). Järgmisel kahel perioodil (1971-1990, ja eriti 1995-2013) eri kuude korrelatsioonimaatriksite erinevus väheneb, mis lubab järeldada, et siin käsitletud zooplanktoni taksonite dünaamika muutus kasvuhooaja lõikes sarnasemaks.

Teine oluline tulemus oli positiivsete seoste tugev ülekaal võrreldes negatiivsete seostega, seda ka pärast seda, kui oletatavalt väga tugeva deterministliku mõjuga temperatuuri efekt arvukuste varieeruvusest maha arvati. Kolmas märkimist vääriv tähelepanek on see, et pikaajaliselt on kõige vähem muutunud juunikuu korrelatsioonimaatriksid, ja kõige enam juuli- ning augustikuu omad. See tähendab, et muutused taksonite kovariatsiooni dünaamikas on toimunud peamiselt juuli ning augusti perioodil, ja nende muutuste tõttu on juuli ja augusti korrelatsioonimaatriksid pikaajaliselt muutunud sarnasemaks juunikuu omaga. Summaarselt kasvas viimasel perioodil (1995-2013) juulis ja augustis just positiivsete assotsiatsioonide osakaal.

Kõige lihtsam seletus positiivsete seoste tugevale ülekaalule korrelatsioonimaatriksites on eeldatavalt väga tugev ruumiline heterogeensus zooplanktoni arvukuses, ehk laigulisus, mis domineerib muudest teguritest tingitud varieeruvuse üle, varjutades võimalikud keskkonna muutlikkusest tingitud aastatevahelised erisuunalised biomassi erinevused. S.t. kui proov on võetud tihedamast laigust, siis on seal rohkem kõiki liike, ja kui hõredamast, siis on kõiki vähem, mis viib positiivsete assotsiatsioonide tuvastamisele.

Samas, laigulisus peaks jääma samaks läbi aja, ja pikaajalised muutused korrelatsioonimaatriksites, eriti need mis on iseloomulikud juuli- ja augustikuule, on ilmselt

põhjustatud muudest, või täiendavatest protsessidest, sellistest, mis on tingitud kliimast, inimtegevusest ja bioinvasioonidest. Kõige varasemat perioodi (1957-1970) iseloomustab kõige selgem sesoonsus keskkonnatingimustes, mis väljendub külmemates talvedes ja hilisemas kevades ja lühemas üldises produktsiooniperioodis, ning toitainete hulk Pärnu lahes oli sel perioodil madalam, kui järgneval paaril kümnendil (Kotta jt., 2008). Üldise kliima soojenemise tõttu algab zooplanktoni kevadine produktsiooniperiood kõige viimastel aastakümnetel (eriti alates 1990ndatest) varem ning mõnede liikide puhul võib rääkida ka kahest arvukuse tipphetkest aastas (Kotta jt., 2008). Kui 1970-1990 perioodi iseloomustas järjest suurenev reostuskoormus, ning fütoplanktoni ja zooplanktoni kasvav produktsioon, siis tänu reoveepuhastusjaamade kasutuselevõtule langes toitesoolade sissevool Pärnu jõest tugevalt 1990ndate järgselt, ja fütoplanktoni ning koos sellega ka zooplanktoni arvukus vähenes tugevalt (Kotta jt., 2004). Karnivoorse vesikirbu *C. pengoi* invasioon võib põhjustada erinevusi perioodis 1995-2013, mõjutades väiksemate vesikirpude arvukust. Sel perioodil kõik negatiivsed seosed ongi just *C. pengoi* ja tema potentsiaalsete toiduobjektide vahel; samas kui suurenenud positiivsete korrelatsioonide arv just juulis ja augustis võiks viidata uue ühise kiskja ilmumisele.

Et vastata küsimusele, kui suures osas need positiivsed seosed on tingitud keskkonna laigulisusest, peaks edasi analüüsima liikide korrelatsioone kasutades üldist biomassi laigulisuse mõõduna - oluliselt suuremad biomassid võivad viidata agregeerumisele ning väiksemad hajumisele.

Kõige üllatavam tulemus oli see, et koosluste korrelatsioonimaatriksid muutusid väga vähe algandmete ja temperatuuri ja sesoonsuse efekti hindava mudeli jääkide vahel, eriti arvestades, et tihti peale neis mudeleis oli temperatuur oluline ja mudelite seletusvõime suur. Temperatuur peaks seletama mitmete uuringute hinnangul suure osa zooplanktoni arvukuse kõikumisest (nt Devreker jt., 2009; Ikauniece, 2001; Yurkovskis jt., 1999). Organismide temperatuuritaluvus on piiratud kindlate väärtustega, mille sees on elutegevus üldse võimalik ja organismi talitlus (toitumine, paljunemine jne) kõige efektiivsem. Nimetatud piirang võibolla kitsam kõigusoojaste loomade puhul nagu seda on zooplankterid (Gillooly, 2000). Teisalt on zooplankteritele kui sekundaarsetele produtsentidele oluline esmastootjatest moodustuva toidubaasi ohtus. Fütoplankton on samuti tugevas sõltuvuses nii temperatuurist kui päikesevalgusest (tegurid, mis on aastaajaliselt väga muutlikud) (Reid jt., 1998). Samas, kuigi temperatuur suudab seletada küllaltki suurt osa varieeruvusest, on ka teisi olulisi abiootilisi tegureid, näiteks soolsus, turbulents, hägusus, ja nagu juba eelnevalt arutletud, laigulisus. Sesooni ehk kindla kuupäeva mõju sisaldab endas kõiki muutuseid, mis võivad tulla taksoni sisemistest bioloogilistest tsüklitest. Sisemised tsüklid nagu paljunemise aeg ja elupikkus võivad tekitada lisahajuvust, mis temperatuuriga juba nõrgemalt

korreleerub.

Selle töö käigus sai tuvastatud ka palju taksonite paare, mille omavahelise dünaamika uurimine võiks lisada uut valgust Pärnu lahe zooplanktoni ökoloogiasse. Positiivselt korreleerunud taksonid, kui ruumiline laigulisus kõrvale jätta, võivad sarnaneda ka toidueelistuse (eeldusel, et toiduobjekti arvukus pole limiteeritud) poolest või ühise kiskja tõttu. Järjepidevalt olid positiivselt korreleerunud mõlema uuritud aerjalgsete taksonite täiskasvanud (Tabel 2). *E. affinis* ja *Acartia* spp. sarnanevad suuruse ja liikumisvõime poolest, kuid erinevused võivad olla temperatuuri ja hāgususe ning toidupartikli suuruse eelistuse suhtes (Irigoiē & Gasparini, 1996). Tihti olid positiivselt korreleerunud vesikirp *P. polyphemoides* ja kõik aerjalgse *E. affinis* arengujārgud (Tabel 3). Pärnu lahes on *P. polyphemoides* arvukas jōesuudmes, mida küll seostatakse magedama vee eelistusega (Pōllupūū jt., 2010). Samas on *E. affinis* võimeline efektiivselt toituma detriidist ja eelistab hāgusemat ning vähemsoolast keskkonda (Irigoiē & Gasparini, 1996). Täpsem info nende liikide kooseksisteerimise kohta on puudulik.

Sagedasti korreleerusid positiivselt vesikirbud *E. nordmanni* ja *P. polyphemoides* (Tabel 3). Tegemist on väga sarnase suurusega vesikirpudega (Joonis 2), millest võiks järeldada, et ka nende toiduosakeste suuruse eelistused, kiskjad ning turbulentsi mõju on sarnased.

Negatiivseid korrelatsioone oli tunduvalt vähem, ning need võivad olla konkurentsi või kiskluse signaaliks. Kōige sagedamini olid negatiivselt seotud kerilooma perekonna *Synchaeta* spp. liikmed vesikirbulistega *Bosmina* spp., ning aerjajalistega *E. affinis* ja *Acartia* spp. (tabel 2). Ka *Synchaeta* spp. ökoloogia kohta Pärnu lahes on info puudulik. Negatiivne seos aerjalgsetega võib tulla kisklusest – *Synchaeta* spp. võivad olla aerjalgsete saakloomaks. Vesikirbud *Bosmina* spp. jäävad suuremate keriloomaga samasse suurusjärku, mis justkui välistaks nendevahelise võimaliku kiskja-saakloomade suhte. Esineb viiteid, et osad perekonda *Synchaeta* kuuluvad liigid on karnivoorid (Gilbert & Jack, 1993), kes toituvad mikrozooplanktonst ning Pärnu lahes levinud vesikirbu *Bosmina longirostris* puhul on rāāgitud temast kui herbivoorist (Ojaveer jt., 2000), mis välistaks ekspluatatiivse konkurentsi; kuid nende suuruse sarnasus välistaks ka interferentse konkurentsi, mida on täheldatud suurte vesikirpude ja keriloomade vahel (MacIsaac & Gilbert, 1991). Seos *Bosmina* spp. ja *Synchaeta* spp. vahel vajaks lähemat uurimist. Eriti valguses, et nimetatud liikide rühma kuulub palju eri suuruse ja eluviisidega loomi.

Oluline on märkida, et 90 µm silmaga võrk ei ole sobilik keriloomade pūūdmiseks. Üle 50% Perekondade *Synchaeta* ja *Keratella* isendeid pääsevad sellise suurusega silmast läbi ning see on

tõenäoliselt põhjustanud keriloomade alaesindatuse analüüsis (Taavi Virro, isiklik kommunikatsioon).

Liikide toidueelistuste täpsustamisel oleks võimalik leida, kuidas fütoplanktoni koosluse struktuuri muutused ja suksessioon zooplankterite kooseksisteerimist võiks mõjutada. Lisaks mürke tootvate vetikaliikide mõjule (Meyer-Harms jt., 1999), erinevad fütoplankterid oma toiteväärtuse poolest, nii biokeemilise koostise kui ka seeditavuse poolest (Lundstedt & Brett, 1991).

Kokkuvõte

Analüüsi pikaajalisi ja sesoonseid mustreid Pärnu lahe zooplanktonikoosluste korrelatsioonimaatriksites, et tuvastada suuremaskaalalisi muutusi kooslustes ja liikide kovarieerumises, nende muutuste iseloomu ja ulatust.

Zooplankton ehk loomne hõljum on oluline lüli esmastootjate ja kõrgemate troofiliste tasemetel vahel. Zooplanktoni koosluse struktuur ja mitmekesisus on tugevalt mõjutatud kliima poolt, kuid oma osa on ka inimtegevusel ning liikide vahelistel suhetel.

Pärnu laht on osa Läänemere, mida elupaigana iseloomustavad suured aastaajalised keskkonna muutused, eutrofeerumine ning tugev inim mõju. Samuti võivad paljud organismid taluda stressi ebasobilike soolsus ning temperatuuri tingimuste tõttu.

Korrelatsioonide mustrid olid muutlikud nii pikaajaliselt kui sesoonselt. Aastate jooksul vähenes sesoonne erinevus (juuni vs. august) korrelatsioonimaatriksite vahel ehk zooplankterite seoste dünaamika muutus pikaajaliselt sarnasemaks. Sellel trendi taga võib olla keskkonna üldine sesoonsuse vähenemine ning muutused Pärnu lahe toitlises.

Lähtudes hüpoteesist, et zooplanktoni arvukus on tugevalt mõjutatud kliimast, eemaldati aditiivse mudeli abil temperatuuri ning sesooni (kuupäev aastas) osa arvukuste varieeruvuses. Üllatuslikult ei paljastanud nende mudeli jääkide korreleerimine uusi seoseid liikide vahel.

Positiivsed korrelatsioonid olid liikide vahel tugevas ülekaalus võrreldes negatiivsetega, mille põhjuseks pakuti ennekõike keskkonna laigulist, ning peale 1995 ka karnivoorse vesikirbu ilmumist.

Enamus negatiivseid tulemusi jäi kõige varasemasse või hilisemasse perioodi. Esimeses andsid tooni negatiivsed seosed keriloomadega ning viimases invasiivse vesikirbuga *C. pengoi*. Negatiivsete seoste taga võib lihtsamaiks seletuseks olla kiskja-saaklooma suhe.

Keriloomade korrelatsioonide tõlgendamisega tuleb olla ettevaatlik. Kasutatud proovivõtu vahendid ei olnud sobivad keriloomade arvukuse hindamiseks ning suure tõenäosusega on nad tugevalt alaesindatud.

Summary

“Seasonal and long-term changes in the zooplankton communities of Pärnu Bay as reflected by the associations between the taxa”

We investigated the long-term and seasonal patterns of community correlation matrices using abundances of 9 dominant zooplankton taxa in the Pärnu Bay (Gulf of Riga). Aim of this study was to find differences on the long-term time scale or between the different summer months that could inspire further studies of zooplankton community assembly.

Zooplankton is the heterotrophic drifting community of small animals in the surface layers of the water bodies. They play crucial ecological role of transferring the energy and material from primary producers to higher trophic levels. Population dynamics and structure of zooplankton communities are strongly influenced by climate variability, but also anthropogenic effects and interspecific relationships are important.

Study site - Pärnu Bay - is a strongly seasonal, eutrophic and under strong anthropogenic influence. Like most areas in the Baltic Sea region, environmental conditions are not optimal for warm and saline water species, but also freshwater species might be under salinity stress.

The patterns of community correlation matrices varied remarkably on the long-term scale and seasonally. Over the long-term scale, the seasonal differences between correlation matrices decreased, that means that the community structure and species covariations became more homogeneous over the whole summer.

We found that removing the temperature effect and seasonality (with the day of year) from the original abundances do not reveal new interspecific relationships.

Among all correlations identified the positive ones were prevalent. We suggested that this was due to spatial patchiness, and in 1995-2013 period additionally the appearance of the predatory cladoceran *C. pengoi* that became a common predator for most other taxa. However, permanently positively correlated pairs can be so due to the similarities in ecological preferences that are due to other factors than temperature and internal biological seasonal cycle.

Negative correlations were more frequent in 1957-1970 and 1995-2013. In the former, negative values were mostly found in pairs containing rotifers, and in the latter in pairs containing invasive predatory cladoceran *C. pengoi*. The most obvious explanation for described negative relationships can be predator-prey dynamics.

Tänuavaldused

Tänan magistritöö juhendamise eest Riina Klaisi. Andmete eest tänan Eesti Mereinstituuti. Heade nõuannete ja soovitude eest tänan Loodusressursside õppetooli kollektiivi, eesotsas Asko Lõhmusega. Suur tänu Taavi Virrole aitamaks täpsustada zooplanktoni bioloogiat puudutavat osa. Tänan Marilin Tederit, et jagas oma teadmisi zooplanktoni dünaamika kohta Pärnu lahes. Tänan ka oma perekonda, Marjut ja Vesset!

Kasutatud kirjandus

- Allan, J. D. (1973). Competition and the Relative Abundances of Two Cladocerans. *Ecology*, 54(3), 484.
- Aránguiz-Acuña, A., Ramos-Jiliberto, R., & Serra, M. (2015). Zooplankton competition promotes trade-offs affecting diapause in rotifers. *Oecologia*, 177(1), 273–279.
- Berk, S. G., Brownlee, D. C., Heinle, D. R., Kling, H. J., & Colwell, R. R. (1977). Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microbial Ecology*, 4(1), 27–40.
- Bleiwas, A. H., & Stokes, P. M. (1985). Collection of large and small food particles by *Bosmina* 1. *Limnology and Oceanography*, 30(5), 1090–1092.
- Boak, A. C., & Goulder, R. (1983). Bacterioplankton in the diet of the calanoid copepod *Eurytemora* sp. in the Humber Estuary. *Marine Biology*, 73(2), 139–149.
- Christian, M., Müller-Karulis, B., & Kornilovs, G. (2008). Effects of climate and overfishing on Zooplankton dynamics and ecosystem structure: regime shifts, trophic cascade, and feedback loops in a simple ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 302–310.
- Conley, W. J., & Turner, J. T. (1985). Omnivory by the coastal marine copepods *Centropages hamatus* and *Labidocera aestiva*. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 21(1), 113–120.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249–293.
- DeMott, W. R., Gulati, R. D., & Van Donk, E. (2001). *Daphnia* food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: Evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 46(8), 2054–2060.
- Devreker, D., Souissi, S., Winkler, G., Forget-Leray, J., & Leboulenger, F. (2009). Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: A laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368(2), 113–123.
- Diekmann, A. B. S., Clemmesen, C., St. John, M. A., Paulsen, M., & Peck, M. A. (2012). Environmental cues and constraints affecting the seasonality of dominant calanoid copepods in brackish, coastal

- waters: a case study of *Acartia*, *Temora* and *Eurytemora* species in the south-west Baltic. *Marine Biology*, 159(11), 2399–2414.
- Dippner, J. W., Kornilovs, G., & Sidrevics, L. (2000). Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, 25(1), 23–31.
- Dodson, S. I. (1974). Zooplankton Competition and Predation: An Experimental Test of the Size-Efficiency Hypothesis. *Ecology*, 55(3), 605.
- Engström, J., Koski, M., Viitasalo, M., Reinikainen, M., Repka, S., & Sivonen, K. (2000). Feeding interactions of the copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* with the cyanobacteria *Nodularia* sp. *Journal of Plankton Research*, 22(7), 1403–1409.
- Folt, C., & Goldman, C. R. (1981). Allelopathy between zooplankton: a mechanism for interference competition. *Science*, 213(4512), 1133–1135.
- Fortierl, L., & Gilbert, M. (1995). Hudson Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120, 11–27.
- Fyhn, H. J. (1976). Holeuryhalinity and its mechanisms in a cirriped crustacean, *Balanus improvisus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 53(1), 19–30.
- Gilbert, J. J. (1974). Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society*, 490–513.
- Gillooly, J. F. (2000). Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 22(2), 241–251.
- Gillooly, J. F. (2001). Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science*, 293(5538), 2248–2251. <http://doi.org/10.1126/science.1061967>
- Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32(2), 79–99.
- Harris, R. (2000). ICES zooplankton methodology manual. San Diego, Calif.: Academic.
- Heinle, D. R., Harris, R. P., Ustach, J. F., & Flemer, D. A. (1977). Detritus as food for estuarine copepods. *Marine Biology*, 40(4), 341–353.
- Hirche, H.-J. (1992). Egg production of *Eurytemora affinis*—effect of k-strategy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35(4), 395–407.

- Holliland, P. B., Holmborn, T., & Gorokhova, E. (2012). Assessing diet of the non-indigenous predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* using stable isotopes. *Journal of Plankton Research*, 34(5), 376–387.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197–229.
- Horsted, S. J., Nielsen, T. G., Riemann, B., Pock-Steen, J., & Bjørnsen, P. K. (1988). Regulation of zooplankton by suspension-feeding bivalves and fish in estuarine enclosures. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 48(3), 217–224.
- Ikauniece, A. (2001). Long-term abundance dynamics of coastal zooplankton in the Gulf of Riga. *Environment International*, 26(3), 175–181.
- Kankaala, P. (1983). Resting eggs, seasonal dynamics, and production of *Bosmina longispina maritima* (PE Müller)(Cladocera) in the northern Baltic proper. *Journal of Plankton Research*, 5(1), 53–69.
- Katechakis, A., & Stibor, H. (2004). Feeding selectivities of the marine cladocerans *Penilia avirostris*, *Podon intermedius* and *Evadne nordmanni*. *Marine Biology*, 145(3).
- Kerfoot, W. C., Levitan, C., & DeMott, W. R. (1988). *Daphnia*-phytoplankton interactions: density-dependent shifts in resource quality. *Ecology*, 1806–1825.
- Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K., & Olli, K. (2011). Decadal-scale changes of dinoflagellates and diatoms in the anomalous Baltic Sea spring bloom. *PLoS One*, 6(6), 21567.
- Korsman, J. C., Schipper, A. M., De Hoop, L., Mialet, B., Maris, T., Tackx, M. L. M., & Hendriks, A. J. (2014). Modeling the Impacts of Multiple Environmental Stress Factors on Estuarine Copepod Populations. *Environmental Science & Technology*, 48(10), 5709–5717.
- Kotta, J., Lauringson, V., Martin, G., Simm, M., Kotta, I., Herkül, K., & Ojaveer, H. (2008). Gulf of Riga and Pärnu Bay. In *Ecology of Baltic coastal waters*, 217–243.
- Kotta, J., Simm, M., Kotta, I., Kanošina, I., Kallaste, K., & Raid, T. (2004). Factors controlling long-term changes of the eutrophicated ecosystem of Pärnu Bay, Gulf of Riga. *Hydrobiologia*, 514(1-3), 259–268.
- Kozłowsky-Suzuki, B., Karjalainen, M., Lehtiniemi, M., Engström-Öst, J., Koski, M., & Carlsson, P. (2003). Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and

- Eurytemora affinis in the presence of the toxic cyanobacterium Nodularia spumigena. Marine Ecology Progress Series, 249, 237–249.
- Lehtiniemi, M., & Lindén, E. (2006). Cercopagis pengoi and Mysis spp. alter their feeding rate and prey selection under predation risk of herring (Clupea harengus membras). Marine Biology, 149(4), 845–854.
- Lundstedt, L., & Brett, M. T. (1991). Differential growth rates of three cladoceran species in response to mono-and mixed-algal cultures. Limnology and Oceanography, 36(1), 159–165.
- Macías, D., Somavilla, R., González-Gordillo, J., & Echevarría, F. (2010). Physical control of zooplankton distribution at the Strait of Gibraltar during an episode of internal wave generation. Marine Ecology Progress Series, 408, 79–95.
- MacIsaac, H. J., & Gilbert, J. J. (1991). Discrimination Between Exploitative and Interference Competition Between Cladocera and Keratella Cochlearis. Ecology, 72(3), 924.
- MacIsaac, H. J., Grigorovich, I. A., Hoyle, J. A., Yan, N. D., & Panov, V. E. (1999). Invasion of Lake Ontario by the Ponto–Caspian predatory cladoceran Cercopagis pengoi. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 56(1), 1–5.
- Meyer-Harms, B., Reckermann, M., Voß, M., Siegmund, H., & von Bodungen, B. (1999). Food selection by calanoid copepods in the euphotic layer of the Gotland Sea (Baltic Proper) during mass occurrence of N₂-fixing cyanobacteria. Marine Ecology. Progress Series, 191, 243–250.
- Neill, W. E. (1981). Impact of Chaoborus predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. Oecologia, 48(2), 164–177.
- Ojaveer, E. (2014). Läänemeri. Tallinn: Teaduste Akadeemia Kirjastus.
- Ojaveer, E., Lumberg, A., & Ojaveer, H. (1998). Highlights of zooplankton dynamics in Estonian waters (Baltic Sea). ICES Journal of Marine Science: Journal Du Conseil, 55(4), 748–755.
- Ojaveer, H., & Lumberg, A. (1995). On the role of Cercopagis(Cercopagis) pengoi(Ostroumov) in Paernu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem. In Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Ecology 5, 20-25.

- Ojaveer, H., Simm, M., & Lankov, A. (2004). Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Hydrobiologia*, 522(1-3), 261–269.
- Ojaveer, H., Simm, M., Lankov, A., & Lumberg, A. (2000). Consequences of invasion of a predatory cladoceran. ICES CM.
- Olli, K., Clarke, A., Danielsson, Å., Aigars, J., Conley, D. J., & Tamminen, T. (2008). Diatom stratigraphy and long-term dissolved silica concentrations in the Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, 73(3), 284–299.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P., & Stenseth, N. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128(1), 1–14.
- Peltonen, H., Vinni, M., Lappalainen, A., & Ponni, J. (2004). Spatial feeding patterns of herring (*L.*), sprat (*L.*), and the three-spined stickleback (*L.*) in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 61(6), 966–971.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 297–330.
- Põllumäe, A., & Kotta, J. (2007). Factors describing the distribution of the zooplankton community in the Gulf of Finland in the context of interactions between native and introduced predatory cladocerans. *Oceanologia*, 49(2).
- Põllupüü, M., Simm, M., & Ojaveer, H. (2010). Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Pleopis polyphemoides* (Leuckart) (Cladocera, Crustacea) in a shallow temperate Parnu Bay (Baltic Sea). *Journal of Plankton Research*, 32(10), 1459–1469.
- Raudsepp, U. (2001). Interannual and seasonal temperature and salinity variations in the Gulf of Riga and corresponding saline water inflow from the Baltic Proper. *Nordic Hydrology*, 32(2), 135–160.
- Reid, P. C., Edwards, M., Hunt, H. G., & Warner, A. J. (1998). Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature*, 391(6667), 546–546.
- Remane, A., & Schlieper, C. (1958). *Die biologie des brackwassers* . 22.
- Richman, S., Heinle, D. R., & Huff, R. (1977). Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Marine Biology*, 42(1), 69–84.

- Rudstam, L. G., Hansson, S., Johansson, S., & Larsson, U. (1992). Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, Oldendorf, 80(2), 159–173.
- Saiz, E., & Kiørboe, T. (1995). Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology-Progress Series*, 122(1-3), 147–158.
- Schulz, J., Peck, M. A., Barz, K., Schmidt, J. O., Hansen, F. C., Peters, J., ... Hirche, H.-J. (2012). Spatial and temporal habitat partitioning by zooplankton in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). *Progress in Oceanography*, 107, 3–30.
- Sellner, K. G., Olson, M. M., & Kononen, K. (1994). Copepod grazing in a summer cyanobacteria bloom in the Gulf of Finland. In *Ecology and Morphology of Copepods* (pp. 249–254). Springer.
- Sidrevics, L., Line, R., Berzinsh, V., & Kornilovs, G. (1993). Long-term changes in zooplankton abundance in the Gulf of Riga. *ICES CM*, 50, 15.
- Simm, M., & Ojaveer, E. (2000). Dynamics of copepods and fish larvae in Pärnu Bay (NE part of the Gulf of Riga) in the spring–summer period. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol*, 49, 317–326.
- Suursaar, Ü., Astok, V., Kullas, T., Nomm, A., & Otsmann, M. (1995). Currents in the Suur Strait and their role in the nutrient exchange between the Gulf of Riga and the Baltic Proper. In *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Ecology* (Vol. 5, pp. 103–123).
- Vanni, M. J. (1986). Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex*1. *Limnology and Oceanography*, 31(5), 1039–1056.
- Viitasalo, M., Katajisto, T., & Vuorinen, I. (1994). Seasonal dynamics of *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in relation to abiotic factors in the northern Baltic Sea. In *Ecology and Morphology of Copepods* (pp. 415–422). Springer.
- Webster, K. E., & Peters, R. H. (1978). Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspensions. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1238–1245.
- Xabier Irigoien, J. C., & Gasparini, S. (1996). *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis*. *Mar Ecol Prog Ser*, 131, 159–163.
- Yoon, W. D., Shim, M. B., & Choi, J. K. (1998). Description of the developmental stages in *Acartia bifilosa* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research*, 20(5), 923–942.

- Yurkovskis, A., Kostrichkina, E., & Ikauniece, A. (1999). Seasonal succession and growth in the plankton communities of the Gulf of Riga in relation to long-term nutrient dynamics. *Hydrobiologia*, 393, 83–94.
- Zaret, T. M., & Hutchinson, G. E. (1980). *Predation and freshwater communities*. Yale University Press New Haven, 184.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Heiki Salm

(sünnikuupäev: 01.09.1986)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

“Sesoonsed ja pika-ajalised muutused Pärnu lahe zooplanktoni taksonite vahelistes seostes”,
mille juhendaja on Riina Klais

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 25.05.2015